



TITLE:

PART THREE 一般理論のさらなる 発展と応用 § 1～§ 4 (生物数学イ ツキ読み・研究交流)

AUTHOR(S):

田頭, 修

CITATION:

田頭, 修. PART THREE 一般理論のさらなる発展と応用 § 1～§ 4 (生物数学イツキ読み・研究交流). 数理解析研究所講究録 2005, 1448: 126-142

ISSUE DATE:

2005-09

URL:

<http://hdl.handle.net/2433/47679>

RIGHT:

PART THREE 一般理論のさらなる発展と応用 §1~§4

大阪府立大学工学研究科 M2

田頭 修

PART THREE 一般理論のさらなる発展と応用

§1. 保存的な生物種の個体群と散逸的なものにおける一般的な定理

1. PART TWO §2 の 3 で述べられている Proposition の 1 つである以下のもの¹をもう一度見てみよう。

Proposition 1

保存的な生物種の個体群の数は、

- (i) すべての成長率が負であるとき、0 に収束する。
- (ii) すべての成長率が正であるとき、無限大に発散する。

この Proposition の初めの部分は散逸系にもいえることである。方程式 (E)²と (45)³式から、

$$\sum_{r=1}^n \alpha_r \frac{dN_r}{dt} = \sum_{r=1}^n \alpha_r \varepsilon_r N_r - \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n m_{rs} N_r N_s.$$

となる。もし、

$$\sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n m_{rs} N_r N_s$$

が正ならば、それが正定値であろうとなかろうと、

$$\sum_{r=1}^n \alpha_r \frac{dN_r}{dt} \leq \sum_{r=1}^n \alpha_r \varepsilon_r N_r$$

となる。もし、さらに、

$$\varepsilon_r < -\varepsilon, \quad (r = 1, 2, \dots, n)$$

¹この Proposition では成長率が 0 の場合を考えていないけれども、この Proposition の拡張においてもその場合を除く方が自然である。編集者注意：保存系特有の性質は Appendix の §3 で議論している。

² $\frac{dN_r}{dt} = (\varepsilon_r - \sum_{s=1}^n p_{rs} N_s) N_r$. ε_r は種類 r の成長率、 $p_{rs} = \alpha_s \gamma_r$ で α_s は関数 $F(N_1, N_2, \dots, N_n) = \sum \alpha_s N_s$ を決める正の係数、 γ_r は栄養塩の有効性の変化を表す正の係数

³ $\frac{1}{2}(p_{rs}\alpha_r + p_{sr}\alpha_s) = m_{rs} = m_{sr}$

(ここで、 ε は正の値をとる。) であれば、PART TWO §2 の3から

$$\sum_{r=1}^n \alpha_r N_r < \sum_{r=1}^n \alpha_r N_r^0 e^{-\varepsilon t}$$

となる。これは、すべての成長率が負であれば個体数の値は0に収束するということを示している。PART TWO §7 の2で記しているように、個体が絶滅しないためには、少なくとも1種の成長率が正であれば十分である。

Proposition 1 の(ii)と比較して、散逸的な生物種の個体群の数は、PART TWO §7 の2の証明からわかるように、有限の値をとり続けるという違いがあることに注意されたい。

2. もう一度、保存系を表す方程式 (B)⁴(PART TWO §2 の2を見よ) を見てみよう。

$$\beta_r \frac{dN_r}{dt} = \left(\varepsilon_r \beta_r + \sum_{s=1}^n a_{sr} N_s \right) N_r, \quad (r = 1, 2, \dots, n) \quad (B)$$

$$a_{rs} = -a_{sr}, \quad a_{rr} = 0.$$

これらより、次の式が成り立つ。

$$\sum_{r=1}^n \beta_r \frac{dN_r}{dt} = \sum_{r=1}^n \varepsilon_r \beta_r N_r.$$

ρ を1番大きな $|\varepsilon_r|$ より大きい値⁵としよう。そのとき、

$$-\rho \sum_{r=1}^n \beta_r N_r < \sum_{r=1}^n \beta_r \frac{dN_r}{dt} < \rho \sum_{r=1}^n \beta_r N_r,$$

とできて、さらに

$$-\rho < \frac{\frac{d}{dt} \left(\sum_{r=1}^n \beta_r N_r \right)}{\sum_{r=1}^n \beta_r N_r} < \rho.$$

この関係から

$$\sum_{r=1}^n \beta_r N_r^0 e^{-\rho t} < \sum_{r=1}^n \beta_r N_r < \sum_{r=1}^n \beta_r N_r^0 e^{\rho t}$$

ここで、 N_r^0 は N_r の $t = 0$ での値を表す。以上から次のことがわかる。

Theorem 1

保存的な個体群は、有限時間に絶滅にも向かわないし、限りなく増加することもない。

⁴ β_r は種類 r の平均重量を表し $a_{rs} = m_{rs} p_{rs} \beta_r$ である。

⁵ $\max_{1 \leq r \leq n} |\varepsilon_r| < \rho$ という条件

3. さらにいくつかの事が証明可能である。

Proposition 2

1種の個体数が有限時間に無限大に発散したり絶滅することはない。

この Proposition の初めの部分は、上記で示した定理の結果のそのままである。後半部分について、微分方程式の一般的な定理から、有限な値を初期値とする N_1, N_2, \dots, N_n は、時間に対して解析的な関数であることに注意しよう。つまり、 N_1, N_2, \dots, N_n が有限の値をとる時刻 t_0 のまわりで、 $t - t_0$ のべき級数に展開できるということである。

今、次の定理が証明できる。

Theorem 2

N_1, N_2, \dots, N_n が有限な値である時刻 t_0 で $N_h = 0$ ならば、 N_h はそれ以降すべての時間で0になる、また、 t_0 以前のすべての時刻でも0になっていなければならない。

実際に、 $N_h|_{t=t_0} = 0$ ならば、方程式 (B) から $\left. \frac{dN_h}{dt} \right|_{t=t_0} = 0$ がいえるし、また高階の微分についても

$$\left. \frac{d^2 N_h}{dt^2} \right|_{t=t_0} = 0, \left. \frac{d^3 N_h}{dt^3} \right|_{t=t_0} = 0, \dots$$

となる。つまり、時刻 t_0 において N_h の t に関する微分が0であるから、解析関数 N_h は0のまま一定の値をとるというわけである。

さて、 h 種の個体が有限時間に絶滅すると仮定しよう。つまり、正の初期値で始まり、時刻 t_0 で0になるという仮定である。そのとき、他の種は初めにあったように有限の数いるのだが、 $N_h|_{t=t_0} = 0$ となる。ゆえに、 N_h はすべての時刻で0になっていなければならない。これは仮定に矛盾する。よって、定理が示された。

4. 散逸的な個体群の場合を考えてみよう。どの種の個体数も有限であることはわかっているし、また、前述とほとんど同じ方法で、この数が有限時間に0になることはあり得ないと証明することもできる。よって、次のことが言える。

Proposition 3

散逸的な個体群において、どの種も有限時間に絶滅することはないし、また、どの種の個体数も有限の値となる。

5. 今、次の定理を示すことができる。

Theorem 3

ある (0 でない行列式をもつ偶数種の散逸系か、または保存系の) 個体群のどの種の個体数の変動も 2 つの正の値で挟まれているならば、平衡方程式の根は厳密に正である。

一般の方程式 (E) から

$$\frac{dN_r}{dt} = \left(\varepsilon_r - \sum_{s=1}^n p_{rs} N_s \right) N_r,$$

これより、

$$\frac{d \ln N_r}{dt} = \varepsilon_r - \sum_{s=1}^n p_{rs} N_s.$$

これを 0 から T まで積分すると、 $N_r(0) = N_r^0$ と書けば

$$\ln \frac{N_r}{N_r^0} = \varepsilon_r T - \sum_{s=1}^n p_{rs} \int_0^T N_s dt,$$

つまり、

$$\frac{1}{T} \ln \frac{N_r}{N_r^0} = \varepsilon_r - \sum_{s=1}^n p_{rs} \frac{1}{T} \int_0^T N_s dt.$$

もし、 N_r が常に 2 つの正の値の間に有界であれば、 T を限りなく大きくしていくと、上式の左辺は 0 に近づく。ゆえに、

$$\lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_0^T N_s dt = N_s,$$

から、

$$0 = \varepsilon_r - \sum_{s=1}^n p_{rs} N_s.$$

が得られる。

結果として、 N_r は平衡条件の根であるということである。しかし、 N_r が N_s の平均値であるから正の値をとり、それゆえ、平衡条件の根は、0 にも負にもなり得ないということである。これらの結果と、PART TWO §3 と §7 の証明から次のことが結論付けられる。

すべての種の個体数が正の値の間に有界であるための必要十分条件は、平衡方程式の根が正であることである。このことは、0 でない行列式を持つ偶数種の散逸的な個体群と保存的な個体群の両方に適用できる。

6. 行列式が 0 でない保存系に対する上記のことを正確に記述しておかなくて

はならない。散逸系についてはこの必要はない。このシステムは次のような形をとる。

$$F = \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n \alpha_r p_{rs} N_r N_s,$$

ここで、 $\alpha_1, \alpha_2, \dots, \alpha_n$ は正の値である。この F は、正定値であるから、 p_{rs} の行列式は常に正である。

PART TWO §7 の3でこの行列式が0でないことを示した。ここでは、それが負になり得ないことを証明する。

$$\frac{1}{2} (\alpha_r p_{rs} + \alpha_s p_{sr}) = m_{rs} = m_{sr},$$

$$\omega_{rs} = \frac{m_{rs} + h_{rs}}{\alpha_r}$$

としよう。ここで、

$$h_{rs} = -h_{sr}.$$

このとき、次が得られる。

$$F = \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n \alpha_r p_{rs} N_r N_s = \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n \alpha_r \frac{m_{rs}}{\alpha_r} N_r N_s = \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n \alpha_r \omega_{rs} N_r N_s,$$

これより、定数 ω_{rs} と $\frac{m_{rs}}{\alpha_r}$ は p_{rs} のように、散逸系にを表す係数となっている。

ω_{rs} を値 $\frac{m_{rs}}{\alpha_r}$ から値 p_{rs} に変えるために、 h_{rs} を0からある値 $H_{rs} = -H_{sr}$ まで増加させれば十分である。もし、 p_{rs} の行列式が負であれば、 h_{rs} は ω_{rs} の行列式が0となるような値を通過しなければならない。このことは、 m_{rs} の行列式から成り立つことがわかり、それゆえに、 $\frac{m_{rs}}{\alpha_r}$ の行列式が正であることが言える。しかし、以前に示したことから、 ω_{rs} の行列式が0であるということは散逸系ではあり得ないことである⁶。

7. PART ONE §2 の1では、2種の成長率が線形であるものや

$$\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2, -\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1$$

のような形であるものを除いて、 N_2 と N_1 の任意の関数 $F_1(N_2)$ と $F_2(N_1)$ で与えられているときも、同じ方法で積分を計算できるということであった。ここで、PART TWO §3 の1で偶数種の保存的な個体群に見られる性質と類似した、PART TWO §7 の1にある積分が一定であるという条件の付いた方程式 (E) の拡張を試みてみよう。

⁶したがって、仮定である” p_{rs} の行列式が負である” が誤りであり証明完了となる。

8. このために、方程式 (E) の多項式

$$\varepsilon_r - \sum_{s=1}^n p_{rs} N_s$$

を関数

$$f_r(N_1, N_2, \dots, N_n)$$

に置き換えよう。つまり、一般にどの種の成長率も種内での個々の相互作用による影響を、任意の方法で受けるということである。

そして、方程式 (E) は次のようになる。

$$\frac{dN_r}{dt} = f_r(N_1, N_2, \dots, N_n) N_r. \quad (F)$$

ここで、次の条件を満たす $\phi_1(N_1), \phi_2(N_2), \dots, \phi_n(N_n)$ があると仮定する。

$$\sum_{r=1}^n \phi_r(N_r) f_r(N_1, N_2, \dots, N_n) = 0.$$

このとき、

$$\sum_{r=1}^n \frac{\phi_r(N_r)}{N_r} \frac{dN_r}{dt} = 0,$$

が得られ、両辺を積分すると、

$$\sum_{r=1}^n \int \frac{\phi_r(N_r)}{N_r} dN_r = C,$$

ここで、 C は積分定数である。この左辺の積分は次のようにも書ける。

$$e^{\psi_1(N_1)} e^{\psi_2(N_2)} \dots e^{\psi_n(N_n)} = \text{constant}$$

ここで、

$$\psi_r(N_r) = \int \frac{\phi_r(N_r)}{N_r} dN_r$$

である。

上記の条件が成り立つ必要十分条件は次が成り立つことである。

$$f_r(N_1, N_2, \dots, N_n) = \sum_{s=1}^n F_{rs}(N_1, N_2, \dots, N_n) \phi_s(N_s)$$

ここで、関数 $F_{rs}(N_1, N_2, \dots, N_n)$ は、

$$F_{rs} = -F_{sr}, \quad F_{rr} = 0$$

を満たすものである。

このとき方程式系 (F) は次のようになる。

$$\frac{dN_r}{dt} = N_r \sum_{s=1}^n F_{rs}(N_1, N_2, \dots, N_n) \phi_s(N_s).$$

ここで、関数 ψ_r は下に有界な関数であり、

$$\lim_{N_r \rightarrow 0} \psi_r(N_r) = \infty, \quad \lim_{N_r \rightarrow \infty} \psi_r(N_r) = \infty, \quad (r = 1, 2, \dots, n)$$

と仮定すると、PART TWO §3 の 1 と同じ理由でどの N_r の変動もある正の値の間に収まることがわかる。

そして、保存系の性質は次のように拡張される。

Theorem 4

種間の相互関係が

$$\sum_{s=1}^n F_{rs}(N_1, N_2, \dots, N_n) \phi_s(N_s)$$

という形の成長率に起因するものと仮定する。ここで、

$$F_{rs} = -F_{sr}, \quad F_{rr} = 0$$

である。このとき、すべての種の個体数の変動を記述する微分方程式は、

$$\frac{dN_r}{dt} = N_r \sum_{s=1}^n F_{rs}(N_1, N_2, \dots, N_n) \phi_s(N_s).$$

となり、積分は

$$\sum_{r=1}^n \psi_r(N_r) = \text{constant}$$

となる。ここで、 $\psi_r = \int \frac{\phi_r(N_r)}{N_r} dN_r$ である。さらに、 ψ_r の下限が有界であり、 $\lim_{N_r \rightarrow 0} \psi_r(N_r) = \infty, \quad \lim_{N_r \rightarrow \infty} \psi_r(N_r) = \infty$ と仮定すると、すべての N_r の変動もある正の値の間に収まる。

(編者記：Appendix の §4 も参考にせよ。)

§2. 固有変動と外力変動の重ね合わせの原理

1. 我々がずっと以前から、最も一般的な方程式として扱い、また過去の研究の集大成である PART TWO §7 の方程式系 (E) では、成長率が一定であると仮定していた。しかしながら、実際には成長率は一定ではなく、多くの周期変動で変化している。現実的な場合を考えるには、季節の変化や気象条件の変化による 1 年の

周期を考慮に入れなければならない。もちろん、他の周期的な変動も存在するのではあるが。ここでは、問題の簡単のため、1つの周期的変化を考慮するモデルを考える。

成長率の周期摂動を考慮するために、 ε_r を次のものと置き換える。

$$\varepsilon_r + g'_r \cos kt + g''_r \sin kt$$

ここで、 g'_r , g''_r , k は定数である。このとき、方程式系 (E) は次のようになる。

$$\frac{dN_r}{dt} = \left(\varepsilon_r + g'_r \cos kt + g''_r \sin kt - \sum_{s=1}^n p_{rs} N_s \right) N_r. \quad (G)$$

そして、方程式系 (44)⁷ は次のようになる。

$$\frac{dn_r}{dt} = \left(g'_r \cos kt + g''_r \sin kt - \sum_{s=1}^n p_{rs} q_s (n_s - 1) \right) n_r,$$

ここで、 q_s は正の値であると仮定する。

小さな変動を調べるにあたって、

$$n_s = 1 + v_s$$

とおき、 g'_r , g''_r , v_r を1次のオーダーの無限小の量として考える。高次の項を無視すると、(49) 式⁸ は次のようになる。

$$\frac{dv_r}{dt} = g'_r \cos kt + g''_r \sin kt - \sum_{s=1}^n p_{rs} q_s v_s. \quad (51)$$

さて、

$$g'_r - i g''_r = G_r$$

とおくと⁹、

$$G_r e^{ikt} = g'_r \cos kt + g''_r \sin kt + i(g'_r \sin kt - g''_r \cos kt)$$

が得られる。ここで、(51) 式の積分を得るために、微分方程式

$$\frac{dv_r}{dt} = G_r e^{ikt} - \sum_{s=1}^n p_{rs} q_s v_s \quad (52)$$

⁷ $\frac{dn_r}{dt} = - \sum_{s=1}^n p_{rs} q_s (n_s - 1) n_r$ ここで、 $n_r = \frac{N_r}{q_r}$ 。 q_r は方程式 $\varepsilon_r - \sum_{s=1}^n p_{rs} q_s = 0$ を満たす根。

⁸ $\frac{dv_r}{dt} = - \sum_{s=1}^n p_{rs} q_s v_s$

⁹ i は複素数

の実数部分を積分すれば十分である。そこで、

$$v_r = A_r e^{ikt} + \gamma_r e^{xt} \quad (53)$$

とおく。ここで、 $\gamma_r e^{xt}$ は (49) 式の積分で得られる式である。これらより、

$$ikA_r + \sum_{s=1}^n p_{rs} q_s A_s = G_r \quad (54)$$

が得られる。

前述の方程式にある A_r の係数の行列式は、

$$q_1 q_2 \cdots q_n \begin{vmatrix} \frac{ik}{q_1} + p_{11} & p_{12} & p_{13} & \cdots & p_{1n} \\ p_{21} & \frac{ik}{q_2} + p_{22} & p_{23} & \cdots & p_{2n} \\ p_{31} & p_{32} & \frac{ik}{q_2} + p_{33} & \cdots & p_{3n} \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ p_{n1} & p_{n2} & p_{n3} & \cdots & \frac{ik}{q_n} + p_{nn} \end{vmatrix}$$

である。それゆえに、 ik が方程式 (50)¹⁰ のどの根とも一致しないならば、 A_r を方程式 (54) から計算することができる。これらより、実部と虚部が分かれた積分 (53) 式が得られるのである。 $\gamma_r e^{xt}$ の項は、個体群の**固有変動**に対応しており、 $A_r e^{ikt}$ は**外力変動**に対応している。

ε_r は周期 $\frac{2\pi}{k}$ の間の成長率を表す値であることに注意しよう。ここで、次の定理がいえる。

Theorem 5

成長率が周期的に変化し、その値はその平均値と大きく変わらないと仮定する。また、成長率の平均値を求めることで、平衡状態 (固有変動) の近傍での単調変動、減衰変動、非減衰変動がわかるとしよう。このとき、周期的な成長率による小さな変動に対して、重ね合わせの原理が成り立つ。つまり、いつでも外力変動の周期が固有変動の周期と一致するわけではなく、総変動は固有変動と成長率の周期と同じ周期を持つ外力変動の重ね合わせで得られる。

$$10 \quad \begin{vmatrix} \frac{x}{q_1} + p_{11} & p_{12} & p_{13} & \cdots & p_{1n} \\ p_{21} & \frac{x}{q_2} + p_{22} & p_{23} & \cdots & p_{2n} \\ p_{31} & p_{32} & \frac{x}{q_2} + p_{33} & \cdots & p_{3n} \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ p_{n1} & p_{n2} & p_{n3} & \cdots & \frac{x}{q_n} + p_{nn} \end{vmatrix} = 0$$

§3. 絶滅を含んだ有限な正の間の変動

1. 方程式系 (E) において、 ε_r の項と $\varepsilon_r - \sum_{s=1}^n p_{rs} N_s$ の項をもう 1 度見比べてみよう。前者は個体間の相互作用を考慮しない**全体の成長率**¹¹を表すものである。この相互作用を考慮に入れることにより、後者が得られる。それを、**正味の成長率**¹²という。(PART TWO §7 の 1)

n 種の個体群において、初めの m 種がいなくなったとしよう。つまり、 $N_1 = N_2 = \cdots = N_m = 0$ とする。このとき、残った $n - m$ 種の正味の成長率は

$$\varepsilon_r - \sum_{s=m+1}^n p_{rs} N_s, \quad (r = m+1, \cdots, n)$$

となる。初めの m 種の個体数の増減を考えるのは意味のないことであるけれども、

$$\varepsilon_r - \sum_{s=m+1}^n p_{rs} N_s, \quad (r = 1, 2, \cdots, m)$$

という式はある特定な値をとるようにみえる。それゆえに、これを初めの m 種の**実質上の成長率**¹³と呼ぶ。(cf. PART TWO §7 の 1)

2. さて、次の定理を証明しよう。

Theorem 6

n 種の保存的な個体群と散逸的な個体群において、その $n - m$ 種の個体群にだけ平衡状態が存在するとしよう。また、他の m 種の実質上の成長率がこの平衡状態のときに負の値をとるとする。このとき、全体の個体群の小さな変動は、すべての種の最終段階における $n - m$ 種の正の有限値間の変動の重ね合わせから生じるものである。

q_{m+1}, \cdots, q_n を N_{m+1}, \cdots, N_n の平衡状態における正の値とする。ここで、

$$N_r = q_r + v_r, \quad (r = m+1, \cdots, n)$$

とおくと、方程式系 (E) は次のように書ける。

$$\frac{dN_i}{dt} = \left(\varepsilon_i - \sum_{s=1}^m p_{is} N_s - \sum_{l=m+1}^n p_{il} (q_l + v_l) \right) N_i, \quad (i = 1, 2, \cdots, m) \quad (55)$$

$$\frac{dv_r}{dt} = \left(- \sum_{l=m+1}^n p_{rl} v_l - \sum_{s=1}^m p_{rs} N_s \right) (q_r + v_r), \quad (r = m+1, \cdots, n) \quad (56)$$

¹¹the gross rates of growth

¹²the net rates of growth

¹³the virtual growth rate

簡単のために、1次の項だけを残すと、

$$\frac{dN_i}{dt} = \left(\varepsilon_i - \sum_{l=m+1}^n p_{il}q_l \right) N_i, \quad (i = 1, 2, \dots, m) \quad (57)$$

$$\frac{dv_r}{dt} = - \sum_{l=m+1}^n p_{rl}q_r v_l - \sum_{s=1}^m p_{rs}q_r N_s, \quad (r = m+1, \dots, n) \quad (58)$$

実質上の成長率

$$\varepsilon_i - \sum_{l=m+1}^n p_{il}q_l = -n_i, \quad (i = 1, 2, \dots, m)$$

は負であり、このことで2次の項を無視したことが正当化される。このとき、

$$N_i = N_i^0 e^{-n_i t}, \quad (i = 1, 2, \dots, m)$$

である。ここで、 N_i^0 は N_i の初期値を表している。ここで、方程式(58)はつぎのようになる。

$$\frac{dv_r}{dt} = - \sum_{l=m+1}^n p_{rl}q_r v_l - \sum_{s=1}^m p_{rs}q_r N_s^0 e^{-n_s t}, \quad (r = m+1, \dots, n) \quad (59)$$

全体の個体群が保存的か散逸的であるから、この(59)式もまた $n-m$ 種だけの個体群のケースを表している。ゆえに、 $v_r = f_r(t)$ が方程式

$$\frac{dv_r}{dt} = - \sum_{l=m+1}^n p_{rl}q_r v_l, \quad (r = m+1, \dots, n)$$

の解であるとする、 $q_r + f_r$ は $n-m$ 種の平衡状態の近傍における減衰、または非減衰変動、または単調変動を与えるものとなる。しかし、方程式(59)の解は

$$v_r = f_r(t) + \sum_{i=1}^m A_{ri} e^{-n_i t}, \quad (r = m+1, \dots, n) \quad (60)$$

という形となり、 $N_r = q_r + v_r$ より、定理の証明が完了する。

したがって、我々の考えた変動は、初めの m 種は単調に減少し絶滅に向かい、残りの種はその平衡状態の近傍で様々な変動に向かう。

3. すべての個体群において、それが保存的であろうと散逸的であろうと、平衡状態が存在しているのならば、すべての個体数の変動はある正の有限値の間で変動する。このことは、1種または複数種の絶滅に向かう減少の可能性を排除する。次のことを直接証明してみよう。

Proposition 4

すべての個体群にある1つの平衡状態が存在し、またその個体群の1部にも平衡状態があるとき、残った種の実質上の成長率は、1部が平衡状態にあるときすべて負になり得ない。

q_1, q_2, \dots, q_n をすべての個体群における平衡状態での N_1, N_2, \dots, N_n のある値とし、 q'_{m+1}, \dots, q'_n を種 $m+1, \dots, n$ の平衡状態における N_{m+1}, \dots, N_n のある値としよう。すると次が得られる。

$$\varepsilon_i - \sum_{s=1}^n p_{is} N_s = \sum_{s=1}^n p_{is} (q_s - N_s), \quad (i = 1, 2, \dots, n)$$

$$\varepsilon_r - \sum_{s=1}^n p_{rs} N_s = \sum_{s=1}^n p_{rs} (q_s - N_s) = \sum_{l=m+1}^n p_{rl} (q'_l - N_l) - \sum_{s=1}^m p_{rs} N_s, \quad (r = m+1, \dots, n)$$

ここで、

$$F(x_1, x_2, \dots, x_n) = \sum_{i=1}^n \sum_{s=1}^n p_{is} \alpha_i x_i x_s$$

とおく。また、 α_i は正である。すると、

$$\begin{aligned} F(q_1 - N_1, \dots, q_n - N_n) &= \sum_{i=1}^m \alpha_i \left(\varepsilon_i - \sum_{s=1}^n p_{is} N_s \right) (q_i - N_i) \\ &\quad + \sum_{r=m+1}^n \alpha_r \left\{ \sum_{l=m+1}^n p_{rl} (q'_l - N_l) - \sum_{s=1}^m p_{rs} N_s \right\} (q_r - N_r) \end{aligned}$$

$N_1 = N_2 = \dots = N_m = 0$ 、 $N_{m+1} = q'_{m+1}, \dots, N_n = q'_n$ と選ぶと、

$$F = \sum_{i=1}^m \alpha_i \left(\varepsilon_i - \sum_{s=m+1}^n p_{is} q'_s \right) q_i$$

が得られる。 q_i が正であるから、 F が0または正であるならば、実質上の成長率

$$\varepsilon_i - \sum_{s=m+1}^n p_{is} q'_s, \quad (i = 1, 2, \dots, m)$$

は、すべて負になり得ない。これで証明が完了である。

§4. 新種の生物の加入により生み出される安定な個体群における摂動

1. 未知な数 N_1, N_2, \dots, N_n に対して、平衡条件

$$\varepsilon_r - \sum_{s=1}^n p_{rs} N_s = 0, \quad (r = 1, 2, \dots, n)$$

を考えよう。そこで、

$$q_1, q_2, \dots, q_n$$

をその解とし、 $q_1 < 0$ としよう。

さて、未知な数 N_2, N_3, \dots, N_n に対して、方程式

$$\varepsilon_r - \sum_{s=2}^n p_{rs} N_s = 0, \quad (r = 2, 3, \dots, n)$$

を考え、また、

$$q'_2, q'_3, \dots, q'_n$$

をその正の根としよう。そこで、

$$F(x_1, x_2, \dots, x_n) = \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n m_{rs} x_r x_s,$$

とする。ここで、

$$m_{rs} = \frac{1}{2}(p_{rs}\alpha_r + p_{sr}\alpha_s)$$

である。また、 $\alpha_1, \alpha_2, \dots, \alpha_n$ は正の値であり、 F は正定値であるとする。また、

$$\begin{aligned} \varepsilon_r - \sum_{s=1}^n p_{rs} N_s &= \sum_{s=2}^n p_{rs} (q'_s - N_s) - p_{r1} N_1 \\ &= \sum_{s=1}^n p_{rs} (q_s - N_s), \quad (r = 2, 3, \dots, n) \\ \varepsilon_1 - \sum_{s=1}^n p_{1s} N_s &= \sum_{s=1}^n p_{1s} (q_s - N_s) \end{aligned}$$

より、

$$\begin{aligned} \varepsilon_r - \sum_{s=1}^n p_{rs} N_s &= \sum_{s=1}^n p_{rs} (q_s - N_s), \quad (r = 1, 2, \dots, n) \\ \varepsilon_r - \sum_{s=2}^n p_{rs} N_s &= \sum_{s=2}^n p_{rs} (q'_s - N_s), \quad (r = 2, 3, \dots, n) \end{aligned}$$

このとき、次が成り立つ。

$$\begin{aligned} \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n p_{rs} (q_s - N_s) (q_r - N_r) \alpha_r &= F(q_1 - N_1, \dots, q_n - N_n) \\ &= \sum_{r=2}^n \left(\sum_{s=2}^n p_{rs} (q'_s - N_s) - p_{r1} N_1 \right) (q_r - N_r) \alpha_r \\ &\quad + \left(\varepsilon_1 - \sum_{s=1}^n p_{1s} N_s \right) (q_1 - N_1) \alpha_1. \end{aligned}$$

2. 今、

$$N_1 = 0, N_2 = q'_2, \dots, N_n = q'_n$$

とすると、

$$F(q_1, q_2 - q'_2, \dots, q_n - q'_n) = (\varepsilon_1 - \sum_{s=2}^n p_{1s} q'_s) \alpha_1 q_1 > 0.$$

となる。しかし、 $q_1 < 0$ だが、左辺は正である。したがって、次が成り立つ。

$$\varepsilon_1 - \sum_{s=2}^n p_{1s} q'_s < 0.$$

前の section の結果を考慮に入れると、次の定理が言える。

Theorem 7

ある与えられた生物種の個体群に平衡状態が存在するとき、すべての個体群の平衡方程式において、新種の個体数に対応するそれらの方程式の根が負であるならば、新種の加入により、新種も含めた平衡状態への可能性はない。すべての個体群 (散逸的であるとする) の小さな変動は、元々いた個体群の平衡状態の近傍での変動と重なっており、新種の絶滅へと向かう変動も含んでいる。^a

^aこの定理と §1 の 5 と比べると有効である。

新種が、他の種が平衡状態の近傍で変動している間に絶滅へと向かう。つまり、このような新種の加入は新種が絶滅へと向かう摂動を生み出すのである。

Appendix

§3. 保存系における逆の時間

個体数の変動の過程には、検討すべき特別な対称性がある。PART TWO の §2 の 2 で出てきた方程式系 (B) において、 t を $2t_0 - t$ と置き換えてみよう。

$$N_r(2t_0 - t) = N'_r(t) \quad (50^*)$$

とおくと次が得られる。

$$\beta_r \frac{dN'_r}{dt} = \left(-\varepsilon_r \beta_r + \sum_{s=1}^n a_{rs} N'_s \right) N'_r$$

この方程式系は係数 ε_r が $-\varepsilon_r$ に変わり、 a_{rs} が $-a_{rs}$ に変わっている個体群の変動を表すものに対応している (PART ONE の §4 の 7 を参考にせよ)。これは共役な個体群と呼ばれる。

共役の保存的な個体群の基本的な定理として次の定理がある。

Theorem A

時刻 t_0 において 2 つの共役な系が一致する、つまり、

$$N_1(t_0) = N'_1(t_0), N_2(t_0) = N'_2(t_0), \dots, N_n(t_0) = N'_n(t_0)$$

さらに、

$$N_r(t_0 - t) = N'_r(t_0 + t), N_r(t_0 + t) = N'_r(t_0 - t),$$

が成り立つことである。したがって、2 つの系の 1 つが時刻に関して、他の系の逆方向の時刻と反対の時刻が同じである。

この定理は、(50) 式で $t = t_0$ とおくか t を $t_0 + t$ または $t_0 - t$ に置き換えることにより、すぐに証明できる。2 つの共役な系の変動は、 t_0 に関して対称である、または、もう 1 つの系と鏡で映したようなイメージになっているということもできる。次のこともまた、すぐに証明できる。

保存系の共役な系もまた保存的である。

散逸的な個体群の共役な系は、対応する元の形が負であるため、保存的でもなく散逸的でもないことを注意しておく。

同様な方法で、共役な系の考察で PART THREE の §1 の 3 で記述した Proposition 2 の後半部分の証明が可能である。実際に証明してみる。 N_1, N_2, \dots, N_n の初期値を 0 でない有限の値、例えば C_1, C_2, \dots, C_n をとるとして、保存的な個体群は有限時刻 T である種 h が絶滅する、つまり $N_h = 0$ となると仮定しよう。

共役の個体群が元の個体群と初期時刻 $t = 0$ で一致しているときを考える。時

刻 $-T$ で N'_1, N'_2, \dots, N'_n が時刻 T での N_1, N_2, \dots, N_n と同じ値をとる。ゆえに、前述の定理から N'_1, N'_2, \dots, N'_n は有限な値で、仮定から $N'_h = 0$ にならなければならない。時刻の原点を $-T$ に移すと、時刻が原点で、 N'_1, N'_2, \dots, N'_n の値は有限で $N'_h = 0$ である。前述の定理から N'_h は常に 0 になっていなければならないし、また、時刻 T 以降でもそうになっていなければならない。しかし、この時刻では N_h は正の値である C_h と一致していなければならない。これは、 h 種が有限時刻で絶滅するという仮定に矛盾していることを示している。したがって、次のことが言える。

保存的な生物種の個体群において、有限時間に絶滅する生物種は存在しない。

§4. 保存系の一般化

PART THREE の §1 の 8 で出てきた方程式系 (F) を参考にして、

$$\phi_r(N_r) = q_r - N_r \psi_r(N_r)$$

とおく。ここで、 q_r は定数である。すると、次が得られる。

$$\int \frac{\phi_r dN_r}{N_r} = q_r \ln N_r - \int \psi_r(N_r) dN_r = q_r \ln N_r - \theta_r(N_r)$$

ゆえに、対数をはずすと以前得られた積分式

$$\left(\frac{e^{\theta_1(N_1)}}{N_1^{q_1}} \right) \left(\frac{e^{\theta_2(N_2)}}{N_2^{q_2}} \right) \cdots \left(\frac{e^{\theta_n(N_n)}}{N_n^{q_n}} \right) = C$$

となる。ここで、 C は正の定数である。このとき、次のことが言える。

Theorem.B

生物種の共存により引き起こる成長率の係数が

$$\sum_{s=1}^n F_{rs}(N_1, N_2, \dots, N_n)(q_s - N_s \theta'_s(N_s))$$

$$(F_{rs} = -F_{sr}, F_{rr} = 0)$$

という形で与えられるとき、個体数の変動を表す微分方程式は、

$$\frac{dN_r}{dt} = N_r \sum_{s=1}^n F_{rs}(N_1, N_2, \dots, N_n)(q_s - N_s \theta'_s(N_s))$$

であり、積分で得られる式

$$\left(\frac{e^{\theta_1(N_1)}}{N_1^{q_1}} \right) \left(\frac{e^{\theta_2(N_2)}}{N_2^{q_2}} \right) \cdots \left(\frac{e^{\theta_n(N_n)}}{N_n^{q_n}} \right) = C$$

を持つ。ここで、 C は定数である。

2種だけの場合、前述の積分の式は、

$$\left(\frac{e^{\theta_1(N_1)}}{N_1^{q_1}} \right) \left(\frac{e^{\theta_2(N_2)}}{N_2^{q_2}} \right) = C$$

となる、だからこのかけ算は分けられるし、また、問題が2次式までに減らされる。関数 f_r の形を都合良く制限することで、PART ONEとPART TWOで議論した理論を一般化することができる。異なる種間の相互の影響がその時刻の接触率に比例するならば F_{rs} と $\theta'(N_r)$ を定数として選ぶことがもっともな選び方となる。関数 f_r の線形性は、 $N_r N_s$ に比例している種 r と s 間の時間 dt の間に接触する数から言える (PART TWOの§2の1を参考にせよ)。しかしながら、このことの正当性を突き通すがゆえに、より一般的に扱うべきことを無視してしまうようではない。